Caldasia 23(2): 523-536

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LAS INTERACCIONES ENTRE PLANTAS, HORMIGAS Y HOMÓPTEROS EN BOSQUES SECOS DE COLOMBIA

Mónica Ramírez
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado 25360, Cali, Colombia. monicar@cipav.org.co.

Patricia Chacón de Ulloa
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado 25360, Cali, Colombia. pachacon@biologia.univalle.edu.co

Inge Armbrecht
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado 25360, Cali, Colombia. iarmbrec@umich.edu

Zoraida Calle
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado 25360, Cali, Colombia. zoraida@cipav.org.co

RESUMEN

Las interacciones entre plantas y hormigas y entre plantas, hormigas y homópteros se estudiaron en 248 estaciones de muestreo situadas en nueve fragmentos de bosque seco del valle geográfico del río Cauca, entre enero y junio de 1997. Se registraron 352 interacciones que involucran 91 especies vegetales, hormigas de 67 especies y homópteros pertenecientes a nueve familias. El 47% de las asociaciones registradas implica el uso por parte de las hormigas de diferentes estructuras de las plantas (p. e. raíces de las epífitas, domacios en los tallos, hojarasca acumulada entre ramas y hojas, brácteas y pecíolos de *Heliconia* spp.) como refugios temporales o sitios de anidamiento. El restante 53% involucra la recolección de miel de homópteros y de sustancias azucaradas en nectarios extraflorales. *Wasmannia auropunctata* (17%), *Dolichoderus bispinosus* (11%) y *Brachymyrmex heeri* (7%) fueron las especies de hormigas registradas con mayor frecuencia. Las plantas más utilizadas fueron *Heliconia stricta* (8%), *Philodendron* sp. nov. (7%) y *Passiflora coriacea* (5%). Entre las relaciones observadas, predominan las de tipo generalista, en que las hormigas explotan diferentes recursos aparentemente en forma oportunista y las plantas pueden encontrarse en buen estado a pesar de la ausencia de las hormigas.

Palabras clave. Bosque seco tropical, Colombia, Interacciones planta-hormiga.

ABSTRACT

Interactions between ants and plants and those involving homopterans were studied in 248 sampling points located within nine tropical decidous forest fragments in the Cauca river Valley, between january and june, 1997. A total of 352 interactions were recorded involving 91 plant species, 67 ant species and Homoptera belonging to nine families. 47% of the interactions involved ants using different plant structures (such as epiphyte roots, domacia, litter collected in branches and leaves, bracts and petioles of *Heliconia* spp.) as nesting sites or temporary refugia. The remaining 53% involved the collection of homopteran honeydew and sugary substances from extrafloral nectaries. *Wasmannia auropunctata* (17%), *Dolichoderus bispinosus* (11%) and *Brachymyrmex heeri* (7%) were the most frequently recorded ant species. *Heliconia stricta* (8%), *Philodendron* sp. nov. (7%) and *Passiflora coriacea* (5%) were the most heavily used plant resources. Predominant relations could be described as generalist, in which ants exploited different plant resources opportunistically and plants appeared to be healthy even without their ant occupants.

Key words. Ant-plant interactions, Colombia, Tropical dry forest.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre plantas y hormigas, de amplia difusión en los ecosistemas tropicales (Hölldobler & Wilson 1990), son extraordinariamente diversas (Huxley & Cutler 1991). Mientras que las hormigas actúan como herbívoros, agentes defensivos, dispersores de semillas, polinizadores o proveedoras de macronutrientes, las plantas pueden proporcionar nutrientes o sitios para anidar o pueden atraer a las hormigas con metabolitos secundarios de diversos procesos fisiológicos (Jolivet 1996, Hölldobler & Wilson 1990, Huxley & Cutler 1991). Con frecuencia, estas interacciones son beneficiosas para ambas partes. Las asociaciones entre plantas y hormigas se definen como mutualistas cuando las hormigas que viven o se alimentan sobre las plantas no se comportan como herbívoros en el sentido general sino que ofrecen algún tipo de beneficio, tal como la defensa contra insectos fitófagos o la remoción de posibles plantas competidoras (Ibarra-Manríquez & Dirzo 1990).

Existen diferentes grados de interdependencia en estas asociaciones. Las relaciones mutualistas obligadas y muy especializadas se presentan en un pequeño número de hormigas, que viven y se reproducen únicamente en un grupo reducido de plantas (Beattie 1985). Así ocurre entre especies del género *Pseudomyrmex* y plantas de los géneros *Acacia* (Janzen 1966) y *Triplaris* (Janzen 1991). En la Amazonia peruana, hormigas del género *Myrmelachista* son incapaces de formar colonias si no está presente su planta hospedera *Tococa occidentalis* (Morawetz *et al.* 1992). Mucho menos conocidas son las asociaciones laxas entre diferentes especies de plantas y sus gremios de hormigas, consideradas como facultativas cuando uno o más de los integrantes puede sobrevivir fuera de la asociación. Por ejemplo, sólo la tercera parte de los nudos engrosados de *Cordia alliodora* se encuentran ocupados por hormigas del género *Procryptocerus* en los bosques secos de la provincia de Guanacaste en Costa Rica, mientras que en las selvas húmedas de la vertiente Atlántica la tasa de ocupación es inferior al 5% (Janzen 1991). En los mutualismos facultativos de defensa, hormigas de diversas especies visitan y defienden varias especies de plantas pero anidan en otros sitios (Bronstein 1998).

Con frecuencia las hormigas recolectan exudados de nectarios extraflorales o de insectos fitófagos (Koptur & Truong 1998). Los nectarios extraflorales, muy comunes en las plantas tropicales (Huxley & Cutler 1991), suelen estar involucrados en simbiosis no obligadas, ya que constituyen una fuente de alimento utilizable para la mayoría de hormigas que los encuentran. La tercera parte de las dicotiledóneas leñosas y enredaderas herbáceas de la isla de Barro Colorado (Panamá) posee nectarios extraflorales y/o cuerpos alimenticios en las partes vegetativas, que en algunos casos son colectados por hormigas (Schupp & Feener 1991).

Otra forma común de obtener azúcares es la protección de homópteros, que obtienen su alimento directamente de los fluidos que recorren el floema de las plantas. Las hormigas atienden a los homópteros, los protegen contra sus enemigos naturales y recolectan sus excreciones, ricas en energía (Cushman & Addicott 1991). La composición de los líquidos transportados a través del floema incide sobre la cantidad y calidad de la miel de los homópteros, e indirectamente, sobre la cantidad de energía disponible para las hormigas. También la arquitectura y el tipo de superficie de las plantas, pueden influenciar la capacidad de los homópteros para obtener los fluidos vegetales, afectando indirectamente las asociaciones con hormigas.

Es un hecho reconocido que el bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más degradados del Neotrópico (Janzen 1988) y que se encuentra entre los tres ecosistemas más fragmentados y menos estudiados de Colombia (Álvarez *et al.* 1998). De la cobertura original de bosques secos y subhúmedos del país, estimada en 80 000 km^2, sólo queda cerca del 1.5% (Etter 1993). En el Valle del Cauca existe sólo 3% de la cobertura original, representada en pequeños remanentes (CVC 1990, Álvarez *et al.* 1998). Hay pocos estudios sobre la composición de las comunidades y los aspectos funcionales de los insectos, y en general, sobre los invertebrados del bosque seco tropical en nuestro país (Álvarez *et al.* 1998).

El objetivo principal de este trabajo es describir en forma cualitativa las asociaciones planta-hormiga y planta-homóptero-hormiga presentes en el sotobosque de nueve relictos de bosque seco del Valle del Cauca. Sin dejar de reconocer las limitaciones del método de captura directa para permitir la comparación entre estudios, se presentan algunos datos cuantitativos de la frecuencia de diferentes tipos de interacciones como base para el monitoreo de este tipo de relaciones en los mismos relictos de bosque.

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio. En Colombia, la zona de vida definida por Holdridge como bosque seco tropical (bs-T) se presenta entre los 0-1000 m de altitud, en zonas con temperatura media superior a 24°C y precipitaciones entre los 700-2000 mm anuales (Álvarez *et al.* 1998).
El valle geográfico del río Cauca es un fértil valle aluvial con un área aproximada de 420000ha; las lluvias (1000 mm en el fondo del valle geográfico) se distribuyen en dos temporadas, de marzo a mayo y de septiembre a noviembre, durante las cuales cae el 70% de la precipitación anual. Las temporadas secas se extienden de enero a febrero y de junio a agosto. La humedad relativa alcanza un promedio de 70-75% y nunca desciende por debajo de 30%. La presión atmosférica es muy estable alrededor de 900 milibares (CVC 1990).

Los extensos bosques que alguna vez cubrieron esta región fueron talados, inicialmente para dar paso a la ganadería y luego a la agricultura intensiva (Álvarez-López &

Kattán 1995, Álvarez *et al.* 1998). Entre 1957 y 1986 la cobertura boscosa se redujo de 25 320 a 8668 ha (CVC 1990). Una mínima proporción del bosque seco se conserva en la actualidad, en aislados fragmentos de tamaño reducido (máximo 15 ha) (Álvarez *et al.* 1998). Registros de la flora relictual (J. Ramos & P. Silverstone-Sopkin, datos no publ.) y de la fauna de hormigas (Armbrecht 1995, Chacón de Ulloa *et al.* 1996, Armbrecht &Ulloa-Chacón 1999) demuestran la importancia de estos remanentes de bosque para la conservación de la diversidad biológica regional.

El presente estudio se efectuó al norte del valle geográfico, en los departamentos de Valle del Cauca y Risaralda, donde existen al menos quince fragmentos boscosos. Se seleccionaron nueve de ellos ubicados entre los 940 y 1150 m de elevación: El Medio (12.7 ha), Las Pilas (12.2 ha), Alejandría (13.4 ha), Aguas Claras (9.2 ha), Miralindo I (7.8 ha), Miralindo II (5.9 ha), La Carmelita (1.8 ha), Córcega (0.8 ha) y El Trapiche (0.6 ha), los dos primeros situados en el municipio de Zarzal (Valle del Cauca), el bosque de Alejandría en Pereira (Risaralda) y los restantes en el municipio de La Virginia (Risaralda).

Método de muestreo. El trabajo de campo se efectuó entre enero y junio de 1997, con un total de 70 horas de búsqueda. En cada bosque se situaron transectos lineales con estaciones de muestreo a intervalos de 20 metros, distantes por lo menos 20 metros con relación a los bordes. En cada estación se recolectaron las hormigas mediante captura directa durante 10 a 25 minutos, buscando equitativamente sobre nectarios extraflorales, epífitas, domacios y otras estructuras de la vegetación del sotobosque. Todas las capturas fueron efectuadas por la misma persona con el fin de minimizar el sesgo relacionado con las diferencias individuales en la búsqueda manual de las hormigas, inherente a este método. En total se demarcaron 248 estaciones de muestreo distribuidas de la siguiente forma en proporción al área de los fragmentos de bosque seco: Alejandría (n=40), Las Pilas (n=40), El Medio (n=35), Aguas Claras (n=30), Miralindo I (n=25), Miralindo II (n=25), La Carmelita (n=20), Córcega (n=20) y El Trapiche (n=13).

Las hormigas y homópteros fueron preservados en alcohol al 70%. Las hormigas se identificaron hasta género usando las claves de Holldobler & Wilson (1990), Lattke (en Jaffé et al. 1993) y Bolton (1994) y mediante comparación directa con especímenes de la colección de referencia del Museo de Entomología de la Universidad del Valle (MEUV). Algunas especies fueron enviadas a especialistas. La colección de hormigas y homópteros se depositó en el MEUV y las muestras vegetales fueron identificadas y depositadas en el herbario de la misma institución.

RESULTADOS

Tipo de asociaciones. Se detectó un total de 352 interacciones entre hormigas, plantas y homópteros, distribuidas en eventos de anidamiento 32%, visitas a nectarios extraflorales 27%, protección de homópteros 26% y utilización de estructuras vegetales como refugio 15% (Ver el anexo). En esta última categoría se incluyeron las observaciones de hormigas obreras aparentemente resguardadas entre estructuras vegetales.

Asociaciones con *Heliconia* spp. La utilización de platanillos se registró en todos los bosques, con un total de 55 capturas. Hormigas de quince especies fueron observadas anidando en el interior húmedo de los pecíolos viejos de *Heliconia stricta*, *H. platystachys* y *Heliconia* sp. (Tabla 1). No se detectaron nidos de hormigas en pecíolos que aún conservaran la médula interna o en pecíolos completamente secos o saturados de agua. Se registraron pequeños grupos de hormigas y nidos establecidos en el interior

de brácteas de diferentes edades, aunque estas estructuras son utilizadas en menor grado.

Plantas que acumulan hojarasca. La hojarasca y las partículas de polvo que se acumulan entre las grandes hojas de *Anthurium caucavallense*, *Furcrea* sp., *Gustavia speciosa* y *Clavija* sp., forman un sustrato utilizado para el anidamiento por hormigas como *Wasmannia auropunctata*, *Linephitema dispertitum*, *Brachymyrmex heeri* y *Pachycondyla carinulata*, y como refugio o sitio de búsqueda de alimento por *Pachycondyla constricta*, *Cyphomyrmex rimosus*, *Crematogaster evallans*, *C. carbonescens* y *C. curvispinosa*.

En un estudio de las hormigas de hojarasca efectuado simultáneamente (Chacón de Ulloa & Armbrecht, en imprenta), se detectaron con frecuencia hormigas del género *Crematogaster* forrajeando sobre la hojarasca y varias especies de *Brachymyrmex* (como *B. heeri*) anidando en este sustrato.

Anidamiento en raíces. Las raíces de plantas epífitas son un importante recurso para el anidamiento de doce especies de hormigas (Tabla 2); otras especies forrajean o buscan refugio en este sustrato. Aquí se incluyen plantas como *Tillandsia elongata* y *Rhipsalis baccifera*, que se encuentran adheridas a troncos caídos y árboles vivos, y otras especies de hábito epifítico que en ocasiones crecen directamente sobre el suelo, como la orquídea *Maxillaria friedrichtalii*.

Aunque las raíces no presentan formas o adaptaciones especiales para el anidamiento de las hormigas, la humedad parece ser un factor importante. Por ejemplo, todos los eventos en que se detectó el anidamiento de hormigas en las raíces de *Dicranoglossum furcatum* y *Tillandsia* spp., se registraron en individuos con las raíces húmedas. Entre las raíces acartonadas de *D. furcatum* pueden cohabitar hormigas de diferentes especies como *Ephebomyrmex* sp. y *Rogeria* sp. observadas en el bosque de Alejandría. En el

Tabla 1. Especies de hormigas y número de nidos que se encontraron en platanillos (*Heliconia* spp.).

Especie de hormiga	*Heliconia stricta*	*Heliconia platystachys*	*Heliconia* sp.
Azteca sp.1	1		
Brachymyrmex heeri	1	1	2
Camponotus lindigi			1
Crematogaster carinata			1
Crematogaster curvispinosa			1
Crematogaster limata			1
Dendromyrmex traili	1		
Dolichoderus bispinosus			3
Leptothorax sp.	1		
Linepithema dispertitum	1	1	
Pachycondyla carinulata	5		2
Pachycondyla sp.1			1
Pheidole sp.4			1
Solenopsis sp.2			1
Wasmannia auropunctata	6		2

bosque de Aguas Claras, se observó una orquídea (Pleurothallidinidae) con cavidades pre-formadas en sus raíces, habitada por una colonia de *Strumigenys trinidadensis*.

Anidamiento en domacios. *Cecropia mutisiana* es considerada una especie mirmecoxénica (Jolivet 1996), porque además de albergar hormigas en los entrenudos, proporciona alimento a través de los cuerpos mullerianos. En esta especie se observaron hormigas del género *Azteca* portando glándulas (cuerpos mullerianos) entre las mandíbulas. Al ser perturbados los árboles de *C. mutisiana*, las hormigas los defendieron. *Critonia morifolia*, presente en siete de los nueve relictos boscosos y detectada en estaciones situadas en los bordes, claros naturales y los senderos del interior de los bosques, presenta domacios en los tallos. Esta especie es mirmecodónica, pues sólo ofrece albergue en el interior de los tallos (Jolivet 1996). Éstos poseen una médula suave cuando están tiernos pero se tornan huecos y adquieren prostomas en árboles maduros. No todos los individuos de esta especie presentes en un bosque ni todas las ramas de un individuo se encuentran habitados por hormigas. En algunos casos se observaron pequeñas colonias incipientes y en otros, grandes colonias con alados. Especies como *Camponotus novogranadensis*, *Pachycon-dyla elongatus* y *Pseudomyrmex* sp. reaccionaron con agresividad al ser perturbadas, mientras que *Cardyocondyla emeryi*, *W. auropunctata* y *Crematogaster carbonescens* mostraron un comportamiento menos agresivo.

Nectarios extraflorales. Los nectarios extraflorales constituyeron el segundo recurso en importancia para las hormigas, con 27% del total de las capturas efectuadas en todos los bosques. Se registraron con frecuencia hormigas forrajeando sobre los nectarios situados en los pecíolos de hojas tiernas y yemas apicales de la enredadera *Passiflora coriacea*, una especie común en claros y bordes de bosque. No se detectó actividad de las hormigas sobre las hojas viejas, muchas de las cuales se encontraron destruidas por insectos herbívoros.

Otra especie de gran importancia por sus nectarios extraflorales es *Philodendron* sp. nov., con 50% de las capturas de hormigas

Tabla 2. Plantas epífitas que albergan nidos de hormigas en sus raíces.

Especies de hormigas	*Cattleya chocoensis*	*Maxilaria friedrichsthalii*	Otras orquídeas	*Rhipsalis baccifera*
Brachymyrmex heeri	1	1	1	1
Crematogaster evallans			1	
Linepithema dispertitum			1	1
Pheidole susannae			1	
Strumigenys trinidadensis			1	
	Tillandsia elongata	***Tillandsia juncea***	***Tillandsia polystachia***	***Dicranoglossum furcatum***
Brachymyrmex heeri				1
Ephebomyrmex sp.				1
Pachycondyla sp.3		1		
Pheidole sp. 7	1			
Pheidole sp. 8	1			
Rogeria sp.				1
Wasmannia auropunctata	1	1	1	3

encontradas explotando este recurso. Las hormigas forrajean sobre los nectarios situados abaxialmente entre el pecíolo y la lámina foliar, y en las partes basal y apical de la profila (bráctea que envuelve la hoja tierna).

Se detectó la utilización de nectarios extraflorales en otras especies presentes en menor densidad como *Inga marginata, I. ornata*, *Inga* sp. y *Acalypha* sp., ésta última registrada sólo en los bordes de un fragmento de bosque. Pequeños nidos de *Azteca* sp. fueron detectados sobre individuos de *Guarea guidonia* en los cuales las hormigas forrajeaban activamente sobre los nectarios extraflorales de las hojas. Todas las capturas de hormigas se efectuaron sobre plantas jóvenes y en tejidos tiernos. No se detectaron nectarios activos sobre tejidos más maduros.

Asociaciones Planta-Homoptero-Hormiga. Se registraron homópteros pertenecientes a 9 familias: Pseudococcidae (45% de las capturas), Coccidae (26 %), Membracidae (17%) y el restante 12% distribuído entre Cicadellidae, Flatidae, Conchaspididae, Margarodidae, Ortheziidae y Aphididae (tabla3).

La alta representación de cóccidos del género *Cryptinglisia* se debe a que 15% de las capturas se efectuaron sobre palmas zanconas *Syagrus sancona*, principalmente en el bosque de Alejandría. Todos los homópteros se encontraron en las hojas tiernas de palmas juveniles, con una excepción en la que se detectaron sobre todas las hojas de una palma. Otros pseudococcidos se encontraron asociados a nidos de hormigas situados en brácteas de *Heliconia* spp. En otras especies vegetales, se observaron homópteros de esta familia en flores, frutos y hojas tiernas. Sobre una planta de la familia Myrtaceae, en el bosque de Las Pilas, se registraron pseudocóccidos cubiertos por agallas, fenómeno que ha sido descrito en homópteros de la familia Eriococcidae (Gullan & Kosztarab 1997). Sobre la superficie ventral de las agallas forrajeaban activamente individuos de *Dolichoderus bispinosus*. Sobre los nectarios extraflorales de *Philodendron* sp. nov. se encontraron cóccidos (*Parasaissetia nigra*) atendidos por hormigas.

Grandes concentraciones de membrácidos se observaron sobre meristemas apicales y otras partes tiernas de *Paullinia* sp. y *Serjania* sp. Grupos conformados por ninfas y adultos de membrácidos que secretaban grandes cantidades de miel se registraron en plantas como *Urera caracasana, U. baccifera, Calliclamys latifolia, Acalypha macrostachya* y *Rollinia membranacea.*

Frecuencia de captura de hormigas. *W. auropunctata* (17%), *D. bispinosus* (11%) y *Brachymyrmex heeri* (7%) fueron las hormigas capturadas con mayor frecuencia y estuvieron

Tabla 3. Asociaciones planta-homóptero-hormiga.

PLANTA	HORMIGA	HOMÓPTERO
Inga marginata	*Crematogaster* sp. 1	*Platinglisia*** sp. (Coccidae)
Maxillaria sp.	*Crematogaster evallans*	Pos. *Alecanochiton* sp. (Coccidae)
Paullinia sp.	*Dolichoderus bispinosus*	*Cerataphis* sp. (Aphididae)
Philodendron sp. nov.	*Pseudomyrmex gracilis*	*Parasaissetia nigra* (Coccidae)
Pouteria sp.	*Azteca* sp. 1	*Mesolecanium* sp. (Coccidae)
Psychotria polystachia	*Wasmannia auropunctata*	*Cryptinglisia** sp. (Coccidae)
Syagrus sancona	*Ectatomma quadridens*	*Cryptinglisia** sp., *Coccus* sp. (Coccidae)
Trichilia appendiculata	*Crematogaster evallans*	*Saissetia oleae* (Coccidae)
Urera caracasana	*Paratrechina* ca. *nodifera*	*Nipaecoccus* sp. (Pseudococcidae)

presentes en todos los bosques o en la mayoría de ellos. *W. auropunctata* y *B. heeri* se observaron principalmente en sustratos apropiados para el anidamiento como plantas epífitas, domacios, plantas recolectoras de hojarasca y platanillos (*Heliconia* spp.), mientras que *D. bispinosus* y *Pseudomyrmex oculatus* se detectaron con mayor frecuencia alimentándose de sustancias azucaradas en nectarios extraflorales u homópteros. *Crematogaster evallans* y *C. carbonescens*, otras especies con alta frecuencia de captura, no revelaron ninguna tendencia específica. Cerca de la mitad de los eventos de captura de *Pachycondyla carinulata* (n=18) corresponden a anidamiento en *Heliconia stricta*. De ocho capturas de *Linepithema dispertitum*, cinco corresponden a anidamiento en plantas de diferentes especies.

DISCUSIÓN

En este estudio se enumera una serie de interacciones interespecíficas que en algunos casos involucran hormigas y plantas, y en otros, plantas, homópteros y hormigas. Su inclusión preliminar en la categoría de asociaciones mutualistas debe interpretarse con precaución. En cada caso es importante cuantificar los beneficios para todas las partes en la asociación.

Critonia morifolia, una especie abundante en los relictos de bosque seco en el valle geográfico del río Cauca, tiende a ser habitada por hormigas de gran tamaño como *Pachycondyla elongatus, Camponotus novogranadensis* y *Pseudomyrmex* sp. Sin embargo, no todos los individuos de *C. morifolia* se encuentran ocupados por hormigas. No hay diferencias evidentes entre el estado general de las plantas habitadas y las no habitadas. ¿Es ésta una interacción mutualista laxa entre *C. morifolia* y las hormigas que la ocupan o es un simple reflejo de la tendencia de las hormigas a ocupar cualquier espacio disponible? ¿Se trata de un mutualismo facultativo? Sólo una comparación detallada del éxito reproductivo de plantas habitadas y no habitadas permitiría responder esta pregunta. El mismo razona-miento es válido para las asociaciones generalistas que se observan entre hormigas y epífitas, platanillos y otras plantas.

Desde el punto de vista de las hormigas, las estructuras vegetales son recursos efímeros, ya que su utilidad depende del nivel de humedad y de la edad de los tejidos. Este hecho no excluye la posibilidad de que las plantas se beneficien de la presencia transitoria de las hormigas.

Este trabajo proporciona una visión instantánea de las asociaciones planta-hormiga y planta –homóptero-hormiga en los relictos de bosque seco. Sin embargo, puede existir una considerable variación espacial y temporal en la especificidad de estas asociaciones, los beneficios para las hormigas y los patrones de ocupación de las plantas. Se ha observado que la variación temporal puede ser muy importante en las asociaciones facultativas que involucran hormigas no especializadas (Horvitz & Schemske 1990).

Estas asociaciones también están sujetas a considerable variación geográfica y estacional. El trabajo de Rico - Gray et al. (1998) sugiere que muchas interacciones entre plantas y hormigas son facultativas en alto grado y que la diversidad de estas asociaciones varía considerablemente en rangos geográficos cortos. Alonso (1998) describe un sorprendente nivel de variación en los patrones de ocupación de *Conostegia setosa* en dos localidades; doce especies facultativas ocuparon la planta en La Selva (Costa Rica), mientras que seis facultativas y una obligada lo hicieron en Nusagandi (Panamá).

La mayoría de nectarios extraflorales activos se encuentra sobre las hojas más jóvenes de las plantas. Esto sugiere que algunas especies vegetales sostienen la producción de compuestos azucarados durante las etapas de mayor vulnerabilidad, pero que a medida que se desarrollan otros mecanismos de protección contra los insectos fitófagos, el néctar extrafloral deja de cumplir una función protectora importante. Esta hipótesis podría ponerse a prueba mediante experimentos de exclusión de hormigas en hojas de diferentes edades. Se esperaría un mayor nivel de daño por parte de herbívoros en hojas jóvenes no visitadas por hormigas que en hojas jóvenes con hormigas, pero no deberían registrarse diferencias significativas entre hojas más maduras con y sin hormigas.

El trabajo de Alonso (1998) sugiere también que las asociaciones son más laxas cerca del límite norte del rango de distribución de *C. setosa*. Por lo tanto, las fuerzas que determinan la obligatoriedad de las relaciones entre plantas y hormigas pueden cambiar en el tiempo y el espacio.

¿Se alteran las relaciones entre plantas y hormigas como resultado de la fragmentación de los bosques? Este estudio contribuye al conocimiento de las relaciones entre ambos grupos de organismos en un paisaje fragmentado, donde los bosques existentes están aún sometidos a fuertes presiones. Probablemente, el deterioro progresivo del hábitat se relaciona con un predominio cada vez mayor de relaciones laxas y generalistas en que las plantas son utilizadas simplemente como refugio y fuente de alimento por una gran cantidad de especies de hormigas. Por esta razón, en el futuro se podría esperar un aumento en la proporción de interacciones laxas entre plantas y hormigas en los bosques relictuales del Valle del Cauca.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología, COLCIENCIAS, cofinanciador del estudio (proyecto PNCMAH 1106-13-197-96); a J.T. Longino (Evergreen State College en Washington), R.J. Hampton (Universidad de Harvard) y W.P. Mackay (Universidad de Texas en El Paso) por la identificación de algunas especies de hormigas; a P. Silverstone-Sopkin (Director del Herbario de la Universidad del Valle) por su colaboración en la determinación del material vegetal, a D. Takumasa Kondo (Universidad de Auburn) por la identificción de los homópteros; a los propietarios o administradores de las haciendas que nos permitieron trabajar en sus bosques (C. Ávila, M. Botero, G. Franco, H. Hincapié, G. Jaramillo, J.L. Rodríguez, P. Salazar e H. Sanint).

LITERATURA CITADA

ALONSO, L. 1998. Spatial and temporal variation in ant occupants of a facultative ant-plant. Biotropica 30: 201-213.

ÁLVAREZ-LÓPEZ, H. & G. KATTAN. 1995. Notes on the conservation status of the diurnal raptors of the middle Cauca valley, Colombia. Bird Conservation International 5:341-348.

ÁLVAREZ, M., F. ESCOBAR, F. GAST, H. MENDOZA, A. REPIZZO & H. VILLARREAL. 1998. Bosque seco tropical. Págs. 56-71 *en*: Chávez, M. E. & N. Arango (eds.) *Informe Nacional sobre el Estado de la Biodiversidad Colombia – 1997*. Tomo I: *Diversidad Biológica*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA, MinAmbiente.

ARMBRECHT, I. 1995. Comparación de la mirmecofauna en fragmentos boscosos del valle geográfico del río Cauca, Colombia. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 3: 1-10.

ARMBRECHT, I. & P. ULLOA-CHACÓN. 1999. Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. Biotropica 31: 646-653.

BEATTIE, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.

BOLTON, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts., USA.

BRONSTEIN, J. L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. Biotropica 30: 150-161.

CHACÓN DE ULLOA, P. & I. ARMBRECHT. En imprenta. Mirmecofauna de remanentes de bosque seco tropical del Valle y Risaralda (Colombia). Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle.

CHACÓN DE ULLOA, P., M.L. BAENA, J. BUSTOS, R. C. ALDANA, J. ALDANA & M. A. GAMBOA. 1996. Fauna de hormigas del Departamento del Valle del Cauca. Págs. 417-451 *en*: M.G. Andrade-C., G. Amat-García & F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia: Estudios escogidos*. Universidad Javeriana y Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Bogotá.

CUSHMAN, J. H. & J. F. ADDICOTT. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. Págs. 92-103 *en*: Huxley, C.R. & D.F. Cutler (eds.) *Ant–Plant Interactions*. Oxford University Press, New York.

CVC. 1990. Comparación de cobertura de bosque y humedales entre 1975 y 1986 con delimitación de comunidades naturales críticas en el valle geográfico del río Cauca, Colombia. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC. Informe 90-7. Cali, Colombia.

ETTER, A. 1993. Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Págs. 43-61 *en*: Nuestra diversidad biológica. Fundación Alejandro Angel Escobar, CEREC Serie Ecológica No. 5.

GULLAN, P. J. & M. KOSZTARAB. 1997. Adaptations in scale insects. Annual Review of Entomology 42: 23-50.

HÖLLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1990. *The Ants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.

HORVITZ, C.C. & D.W. SCHEMSKE. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualisms of a Neotropical herb. Ecology 71:1085-1097.

HUXLEY, C.R. & CUTLER, D.F. 1991. *Ant–Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford, UK.

IBARRA-MANRÍQUEZ, G. & R. DIRZO. 1990. Plantas mimecófilas arbóreas de la estación de Biología Los Tuxtlas, Veracruz, México. Revista de Biología Tropical 38: 79-82.

JAFFE, K., J. LATTKE & E. PEREZ. 1993. *El Mundo de las hormigas*. Equinoccio Ediciones, Universidad Simón Bolívar, Venezuela.

JANZEN, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 29:249-275.

JANZEN, D. H. 1988. Tropical Dry Forests. The most endangered major tropical ecosystems. Pages 130-137. *in*: E. O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D.C.

JANZEN, D. H. 1991. Insectos. Págs. 631-653 *en*: D. H. Janzen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica.

JOLIVET, P. 1996. *Ants and Plants. An example of coevolution*. Backhuys Publishers Leiden. Países Bajos.

KOPTUR, S. & N. TRUONG. 1998. Facultative ant-plant interactions: nectar sugar preferences of introduced pest ant species in south Florida. Biotropica 30: 179-189.

MORAWETZ, W., M. HENZL & B. WALLNOFER. 1992. Tree killing by herbicide-producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian Amazon. Biodiversity and Conservation 1: 19-33.

RICO-GRAY, V. & J. G. GARCÍA- FRANCO. 1998. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. Biotropica 30: 190-200.

SCHUPP, E. W. & D. H. FEENER, Jr. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. Pages 175-197 *in*: C. R. Huxley and D. F. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, New York.

Anexo. Lista de relaciones planta-hormiga en bosque seco tropical. Los nombres de los taxones en negrilla corresponden a las hormigas; bajo cada especie de hormiga se registran las plantas sobre las cuales se observó alguno de los siguientes tipos de asociación: a: Anidamiento; n: Aprovechamiento de nectarios extraflorales; h: Cuidado de homópteros; f: Forrajeo; r: Refugio.

Myrmicinae

Acromyrmex octospinosus
Philodendron sp. nov. 1n

Cardiocondyla emeryi
Critonia morifolia 1a

Crematogaster carinata
Anthurium caucavallense 1r
Anthurium sp.1 1f
Critonia morifolia 1a
Heliconia sp. 1a
Heliconia stricta 1f
Inga marginata 4n
Inga sp. 1n
Myrtaceae 1h
Serjania piramidata 1f
Urera baccifera 1h

Crematogaster curvispinosa
Clavija sp. 1r
Cydista aequinoctialis 1h
Heliconia platystachys 1r

Cyphomyrmex rimosus
Anthurium caucavallense 2r

Ephebomyrmex sp.
Dicranoglossum furcatum 1a

Hylomyrma reitteri
Rhipsalis baccifera 1r

Leptothorax sp.
Heliconia stricta 1a

Monomorium sp.
Acalypha sp. 1n

Pheidole susannae
Anthurium sp.2 1f
Orchidiaceae no.3 1a

Pheidole sp.1
Adiantum sp. 1h
Heliconia sp. 1a
Syagrus sancona 1b
Trichanthera gigantea 1a

Crematogaster evallans
Anthurium kunthii 1f
Cestrum sp. 1f
Critonia morifolia 1a
Furcrea sp. 1f
Inga marginata 1n
Maxillaria sp. 1h
Myrtaceae 1h
Orchidiaceae no. 4 1a
Passiflora coriacea 1n
Trichilia appendiculata 1h
Urera baccifera 1f

Crematogaster limata
Callychlamys latifolia 2h
Heliconia sp. 1a

Crematogaster sp.1
Inga marginata 1n 1h
Trophis caucana 1f

Pheidole sp.2
Chamaedorea sp. 1a
Tillandsia recurvata 1r

Pheidole sp.3
Piper sp. 1a

Pheidole sp.4
Heliconia stricta 1a

Pheidole sp.5
Trichilia appendiculata 1f
Inga marginata 2n

Pheidole sp.6
Cattleya chocoensis 1r

Pheidole sp.7
Tillandsia elongata 1a

Anthurium sp.1 1a
Acalypha sp. 1n
Brosimum sp. 1h
Chamaedorea 1r
Philodendron sp. nov. 3n 1h
Pleurothallidinae no.2 1r
Syagrus sancona 5h
Inga marginata 1n
Maxillaria sp. 1r
Rogeria ca. belti
Asplenium serratum 1r
Dicranoglossum furcatum 1a
Solenopsis sp.1
Dicranoglossum furcatum 1a
Tillandsia recurvata 1r
Solenopsis sp.2
Heliconia sp. 1a
Tillandsia elongata 1r
Strumigenys trinidadensis
Chamaedorea sp. 1f
Pleurothallidinidae no.1 1a
Wasmannia auropunctata
Amphilophia sp. 1h
Anthurium caucavellense 1r
Anthurium kunthii 1a
Asplenium serratum 2r
Cecropia mutisiana 1h
Clavija sp. 1a 1r
Critonia morifolia 1a
Xanthosoma sp. 1f
Xanthoxylum sp. 1h
Zacryptocerus minutus
Philodendron sp.1 1r
Philodendron sp. nov 1n
Zacryptocerus sp.1
Trema micrantha 1f
Zacyptocerus sp2
Anthurium caucavallense 1r
Formicinae
Brachymymex heeri
Acroceras sp. 1a
Anthurium caucavallense 1a 3r
Cattleya chocoensis 1a
Chamaedorea sp. 3a
Critonia morifolia 1f
Dicranoglossum furcatum 1a
Heliconia platystachys 1a
Heliconia sp. 2a 1h
Tillandsia recurvata 1r
Pheidole sp.8
Tillandsia elongata 1a
Tillandsia recurvata 1r
Pheidole sp.9
Anacardium excelsum 1f
Procryptocerus cf. Regularis
Dicranoglossum furcatum 3a
Eucharis caucana 1f
Ficus insipida 1h
Heliconia platystachys 1h 1r
Heliconia sp. 2a
Heliconia stricta 6a
Inga marginata 1n
Monstera sp. 1r
Oreopanax sp. 2h
Passiflora coriacea 2n
Paullinia fraxinifolia 4h 2f
Philodendron sp. nov. 7n 3h
Psychotria polystachia 1h
Psychotria viridis 1a
Renealmia aromatica 1a
Serjania sp. 1f
Tillandsia elongata 1a
Tillandsia juncea 1a
Tillandsia polystachia 1a
Tillandsia recurvata 1r
Trophis caucana 1f
Urera caracasana 1h
Passiflora coriacea 1n
Paullinia sp. 1h
Philodendron inaequilaterum 1a
Philodendron sp. nov. 1n
Rhipsalis baccifera 1a
Serjania sp. 1a
Tillandsia recurvata 1r
Brachymyrmex sp
Philodendron sp. nov. 1n
Camponotus novogranadensis
Acalypha macrostachya 1h
Acalypha sp. 1n
Baccharis trinervis 1f
Brosimum sp. 3h 1f
Critonia morifolia 3a
Heliconia stricta 1f
Maclura tinctoria 1h
Paullinia sp. 1f
Philodendron sp. nov. 1n

Heliconia stricta 1a
Maxillaria friedrichtalii 1a
Maxillaria sp. 1a
Camponotus sp.1
Cydista aequinoctialis 1h
Camponotus sp.2
Passiflora coriacea 1n
Camponotus sp.3
Maclura tinctoria 1h
Dendromyrmex traili
Heliconia stricta 1a
Myrmelachista sp.
Cupania latifolia 1a
Passiflora coriacea 1n
Philodendron sp. nov. 1n
Paratrechina nodifera
Philodendron sp. nov. 1n
Urera caracasana 1h
Dolichoderinae
Azteca sp.1
Heliconia stricta 1a
Passiflora coriacea 1n
Pouteria sp. 1h
Azteca sp.2
Cattleya chocoensis 1r
Dolichoderus bispinosus
Anthurium sp.2 1f
Anthurium caucavallense 1a
Brosimum sp. 3h
Carloduvica palmata 1f
Heliconia platystachys 1r
Heliconia sp. 3a 1r
Inga ornata 1n
Moraceae 1h
Passiflora coriacea 2n
Paullinia sp. 1h 1f
Philodendron sp.2 1n
Philodendron holtonii 1f
Philodendron inaequilaterum 1f
Philodendron sp. nov. 6n
Renealmia cernua 1f
Rollinia membranacea 2h
Syagrus sancona 5h
Trichanthera gigantea 2f
Turnefortia sp. 1h
Linepithema dispertitum
Anthurium caucavallense 1r
Clavija sp. 1a
Camponotus lindigi
Syagrus sancona 1h
Heliconia sp. 1a
Celtis iguanae 1f
Passiflora coriacea 1n
Philodendron sp. nov. 1n
Azteca sp.3
Brosimum sp. 1h 1f
Citrus sinensis 1h
Ficus sp. 1h
Inga marginata 1n
Passiflora coriacea 1n
Rudgia cornifolia 1h
Serjania sp. 1h
Azteca sp.4
Clavija sp. 1f
Heliconia stricta 1f
Serjania sp. 1f
Azteca sp.5
Guarea guidonia 1a 1n
Heliconia stricta 1f
Paullinia fraxinifolia 1f
Paullinia sp. 1h 1f
Azteca sp.6
Cecropia mutisiana 2a
Clavija sp. 1a
Gustavia speciosa 1a
Heliconia platystachys 1a
Heliconia sp. 1r
Heliconia stricta 1a
Lycianthes sp. 1r
Pleurothallidinae 1a
Philodendron inaequilaterum 1a
Rhipsalis baccifera 1a
Ponerinae
Ectatomma quadridens
Acalypha sp. 1n
Aphelandra glabrata 1f
Cordia sp. 1h
Passiflora coriacea 3n
Philodendron sp. nov. 1n
Syagrus sancona 2h
Ectatomma tuberculatum
Philodendron holtonii 1f
Pachycondyla carinulata
Anthurium sp.2 1h
Anthurium caucavallense 1r
Monstera sp. 1r

Critonia morifolia 1a
Heliconia sp. 2a
Heliconia stricta 5a
Inga marginata 1n
Monstera sp. 1r
Oreopanax sp. 1f
Philodendron sp. nov. 1n 1f
Syagrus sancona 1h
Trophis caucana 1f

Pachycondyla constricta

Anthurium caucavallense 2r
Dimerandra buenaventurae 1r

Pachycondyla villosa

Philodendron sp. nov. 1n

Pachycondyla sp.1

Heliconia sp. 1a

Pachycondyla sp.2

Critonia morifolia 2a
Heliconia stricta 1f

Pachycondyla sp.3

Critonia morifolia 3a
Philodendron sp.1 1r
Philodendron sp. nov. 3n 1h
Rhipsalis baccifera 1r

Pseudomyrmex oculatus

Cestrum sp. 1f
Inga marginata 1n
Lantana camara 1f
Passiflora coriacea 1n
Paullinia sp. 1f
Philodendron sp. nov. 2n
Trema micrantha 1f
Trophis caucana 1f

Tillandsia juncea 1a

Pseudomyrmecinae

Pseudomyrmex boopis

Dimerandra buenaventurae 1r
Ficus insipida 1h
Heliconia stricta 2f
Passiflora coriacea 1n
Philodendron sp.nov. 1n

Pseudomyrmex elongatus

Heliconia stricta 1f
Inga ornata 1n
Myrtaceae 1h
Passiflora coriacea 1n
Philodendron sp.1 1r
Philodendron sp. nov. 2n
Serjania sp. 1f

Pseudomyrmex filiformis

Heliconia sp. 1f

Pseudomyrmex gracilis

Heliconia sp. 1f
Heliconia stricta 1r

Psedomyrmex pallens

Brosimum sp. 1f
Callychlamys latifolia 1h
Syagrus sancona 1h

Pseudomyrmex sp.1

Anthurium kunthii 1f
Paullinia fraxinifolia 1f

Pseudomyrmex sp.2

Critonia morifolia 1a

Ecitoninae

Labidus sp.

Heliconia stricta 1f 1r

Recibido: 21/07/1999
Aceptado: 26/10/2000